植 物 分 类 学 报 44 (6): 654–669(2006) doi:10.1360/aps050036
Acta Phytotaxonomica Sinica http://www.plantsystematics.com

三种毛枝藻的培养研究及其异丝性特征

[1]祖国辉 [1,2]包文美* [2]王全喜 [2]曹建国

[1](哈尔滨师范大学生命与环境科学学院 哈尔滨 150080)

[2](上海师范大学生命与环境科学学院 上海 200234)

A culture study of heterotrichy and its characteristics in three *Stigeoclonium* species

[1]ZU Guo-Hui [1,2]BAO Wen-Mei* [2]WANG Quan-Xi [2]CAO Jian-Guo

[1](*College of Life and Environmental Sciences, Harbin Normal University*, Harbin 150080, China)

[2](*College of Life and Environmental Sciences, Shanghai Normal University*, Shanghai 200234, China)

Abstract The species of the genus *Stigeoclonium* are heterotrichous. Their thalli consist of an erect system and a prostrate system. The morphological attributes of the erect system are highly variable. Attributes of the prostrate system are more stable than those of the erect system. *Stigeoclonium* species usually lose their prostrate system when collected in nature. This affects the identification of species. In the present work 10 samples of *Stigeoclonium*-like, collected from nature, were cultured in laboratory. The whole growth cycle, from germination of zoospores to the mature erect systems and prostrate systems, were obtained and observed in detail. Among the collections three species were distinguished, i.e., *Stigeoclonium aestivale* (Haz.) Coll., *S. subsecundum* Kütz. and *S. farctum* Berthold. *Stigeoclonium aestivale* and *S. subsecundum* are characterized by more or less prostrate germination of zoospores. The prostrate system of *S. aestivale* consists of branched filaments, with no rhizoids. The cells of the filaments are cylindrical or globular, containing a parietal plate chloroplast with a pyrenoid. The prostrate system of *S. subsecundum* consists of rhizoids appearing as dichotomous branches. The rhizoids consist of long cylindrical uniseriate cells. As they mature, their chloroplasts degenerate and the rhizoids turn pale. *S. farctum* is characterized by strictly prostrate germination of zoospores. The prostrate systems are pseudoparenchymatous discs with main and lateral filaments. The prostrate system of each species exhibits its unique characteristics persistently. The erect systems of these three species are branched filaments. *Stigeoclonium aestivale* and *S. subsecundum* are densely branched. The branches are unilateral or alternate, not opposite, terminating in an acuminate cell or hair. The cells of the former are approximately 7–9 μm in diameter, and 17–30 μm in length; hence the cell length is 3–4 times of the diameter. The cells of the latter are approximately 10–14 μm in diameter, and 18–36 μm in length, with thick gelatinous sheath; the cell length is 2–3 times of the diameter. The erect system of *S. farctum* is composed of sparsely branched filaments or may be poorly developed. The cells are approximately 8–10 μm in diameter, and 9–32 μm in length. The cell length is 2–4 times of the diameter. The main characters of the erect system in the three species are indistinct and variable. Identification of *Stigeoclonium* species thus should be chiefly based on the prostrate system. No study on Chinese *Stigeoclonium* in culture has been reported previously.

————————————

2005-02-24 收稿, 2006-07-26 收修改稿。

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(Supported by a Major project of the National Natural Science Foundation of China)。

* 通讯作者(Author for correspondence. Tel: +86-451-88068834; E-mail: baowm586@yahoo.com.cn)。

Key words *Stigeoclonium*, *Stigeoclonium aestivale*, *Stigeoclonium subsecundum*, *Stigeoclonium farctum*, alga classification, alga culture, heterotrichous alga.

摘要　毛枝藻属*Stigeoclonium*植物是异丝性藻类，由直立系统和匍匐系统共同组成；直立系统的形态高度变化，虽然匍匐系统的形态比直立系统的形态稳定，但野外采来的标本匍匐系统不全，影响鉴定的效果。将采自野外的10号毛枝藻属样的标本通过实验室培养，观察到它们从孢子萌发至匍匐系统和直立系统发育全过程的细节，确定其中3种毛枝藻的种名为夏毛枝藻*S. aestivale* (Haz.) Coll.、偏生毛枝藻*S. subsecundum* Kütz.和丰满毛枝藻*S. farctum* Berthold。夏毛枝藻和偏生毛枝藻孢子萌发大致为匍匐式，夏毛枝藻匍匐系统是分枝的丝状体，不产生假根，细胞圆球形或短圆柱形，内具叶绿体；偏生毛枝藻的匍匐系统是假二叉分枝的假根，假根由单列长圆柱形细胞组成，最后叶绿体消失变为无色；丰满毛枝藻的孢子萌发是严格的匍匐式，匍匐系统由主枝和分枝构成假薄壁组织的盘状结构。这3种毛枝藻的匍匐系统都各具其独特而持久的形态特征。它们的直立系统都是分枝的丝状体，夏毛枝藻和偏生毛枝藻分枝较多，一侧生或互生，无对生，枝顶尖细或为毛状，前者细胞宽7–9 μm，长17–30 μm，长为宽的3–4倍；后者宽10–14 μm，长18–36 μm，长为宽的2–3倍，细胞外胶质层厚。丰满毛枝藻分枝稀少或不发育，细胞宽8–10 μm，长9–32 μm，长为宽的2–4倍。但此3种毛枝藻直立系统的形态特点是不稳定而可变的，故毛枝藻的分类应主要参考它们的匍匐系统而定。首次报道了中国产毛枝藻的培养研究。
关键词　毛枝藻属；夏毛枝藻；偏生毛枝藻；丰满毛枝藻；藻类分类；藻类培养；异丝性藻类

Kützing于1843年建立毛枝藻属*Stigeoclonium*，并对该属的13种藻类作了描述(Francke & Simons, 1984)。以后的一些作者就其不同的概念提出了若干种和变种(Islam, 1963)。直至1963年Islam发表专著《毛枝藻属的修订》，书中根据前人所有的工作，收集了前人所用的世界各地的标本73种，经过考证研究后，进行全面整理和分类，最后他认为其中只有10种是可靠的。Printz(1964)报道了毛枝藻属全世界有42种，但其中有11种了解得不够充分。

以上作者对毛枝藻属的认识仅根据直立系统的分枝类型和细胞的形状大小来鉴定。但是毛枝藻属植物是异丝性藻类，由直立系统和匍匐系统共同组成，毛枝藻又是多态型藻类，它的直立系统在不同环境的化学因子影响下形态会发生变化，包括它们的细胞形状大小、毛的形成与否等都与环境中的氮、磷、钙等的含量有关(Whitton & Harding, 1978; Gibson & Whitton, 1987a, b; Francke, 1982)，因为它们的表现型的可塑性极强，致使形态高度变化(Francke & Ten Cate, 1980)，这就造成了种类鉴定上的困难和混淆不清。但是，毛枝藻属匍匐系统的特征相对比直立系统稳定，因此Cox和Bold（Cox 和 Bold 1966，1977）首次采用毛枝藻属匍匐系统的形态特征作为分类的主要依据，他们把从美国德克萨斯州采来的81份像毛枝藻样(*Stigeoclonium*-like)的标本进行实验室培养，最后确定了7种毛枝藻属植物，分别隶属于3组。继之, Francke和Simons(1984)改进了Cox和Bold的分类方法，将150份采集于荷兰中西部的藻类进行培养研究，最后确认了毛枝藻属4组(group): 淡黄毛枝藻组(*Stigeoclonium helveticum* group)、夏毛枝藻组(*S. aestivale* group)、小毛枝藻组(*S. tenue* group)和丰满毛枝藻组(*S. farctum* group)。Simons等(1986)在Francke和Simons(1984)工作的基础上，进一步对毛枝藻属匍匐系统的形态发育进行详细研究，特别着重观察游动孢子萌发的类型，并结合直立系统的研究，最后将夏毛枝藻组并入淡黄毛枝藻组，确认了3组：淡黄毛枝藻组、小毛枝藻组和丰满毛枝藻组，每组只有一个种。

1998年黎尚豪和毕列爵主编的《中国淡水藻类志》第五卷绿藻门Chlorophyta胶毛藻目Chaetophorales中报道了中国毛枝藻属19种2变种，分种的鉴定主要是根据直立系统，也涉及匍匐枝的一些特点。2002年John等主编的英国《不列颠岛淡水藻类志》中报道了毛枝藻属9种，虽结合一些匍匐系统的形态，但仍着重以直立系统的特征作为种的鉴定和描述。

Francke和Simons(1984)和Simons等(1986)的一系列研究，把直立系统形态高度变化的毛枝藻经过人工培养，获得其匍匐系统的特征来进行分类，反而显得简单而确切。但是利用野外采来的标本，匍匐系统常被破坏，难以鉴定，因此必须进行室内培养，了解游动孢子萌发至匍匐系统发育的全过程，才能准确地辨认。我国郭季芳(1958)做了偏生毛枝藻的生活史培养，研究了该种生活史的细节，但她用的材料采自美国艾奥华城。至今，产自我国的毛枝藻属植物的室内培养工作尚无深入研究。本文结合《中国淡水藻志绿藻门》的编写工作，将采自我国哈尔滨的毛枝藻进行人工培养，观察其孢子萌发类型、匍匐系统和直立系统的发育全貌，最后确定其中3种为夏毛枝藻、偏生毛枝藻和丰满毛枝藻。

1 材料和方法

本文所用材料是采自哈尔滨西郊、太阳岛、黑鱼泡、顾乡等地的10号毛枝藻样标本。取各标本的一部分用4%–5%的福尔马林液保存，作为凭证标本保存于哈尔滨师范大学生物系水生生物研究室；另一部分先放入培养皿做简单的培养观察，后在解剖镜下进行挑选，选择生长良好、初步认为是毛枝藻属的分枝丝状绿藻的3份标本做单种培养，分别编为1、2、3号，其采集记录如表1。

表**1** 标本采集记录
Table 1 Records of sample collection

编号 No.	采集地点 Locality	生长状况 Growth habit	采集时间 Collection date	气温 Air temperature	水温 Water temperature	pH	凭证标本 Voucher
1	哈尔滨西郊水池 pond, west suberbs, Harbin	着生水草 attached to water grass	1991-09-18	20.8 ℃	18.0 ℃	8.3	王全喜，祖国辉 (Q. X. Wang, G. H. Zu) 91018
2	哈尔滨太阳岛荷花池 lotus pond, Taiyang island, Harbin	着生水草 attached to water grass	1991-10-02	16.0 ℃	14.5 ℃	8.3	王全喜，祖国辉 (Q. X. Wang, G. H. Zu) 91022
3	哈尔滨黑鱼泡鱼池 fish pond, Heiyu pond, Harbin	着生水草 attached to water grass	1991-08-07	30.0 ℃	28.5 ℃	8.0	王全喜，祖国辉 (Q. X. Wang, G. H. Zu) 91012

培养前将材料分别用无菌水多次冲洗，培养液为改良朱氏10号(Gertoff 1950年修改)，培养皿底部放载玻片，载玻片中央参考郭季芳(1958)的方法，用细砂轻擦，使其表面粗糙，有利于游动孢子固着和萌发，此法也便于及时取出载玻片，可直接在显微镜下连续观察它们的萌发全过程，同时进行显微照相和记录。接种后一周内每隔1天换新鲜培养液，此后每隔2天换新鲜培养液，同时清除杂藻和污染。所用培养器皿、用具和培养液都经高压灭菌。培养温度为14–20 ℃，光照14 h， 黑暗10 h，光强度为2000 lx。

2　观察结果

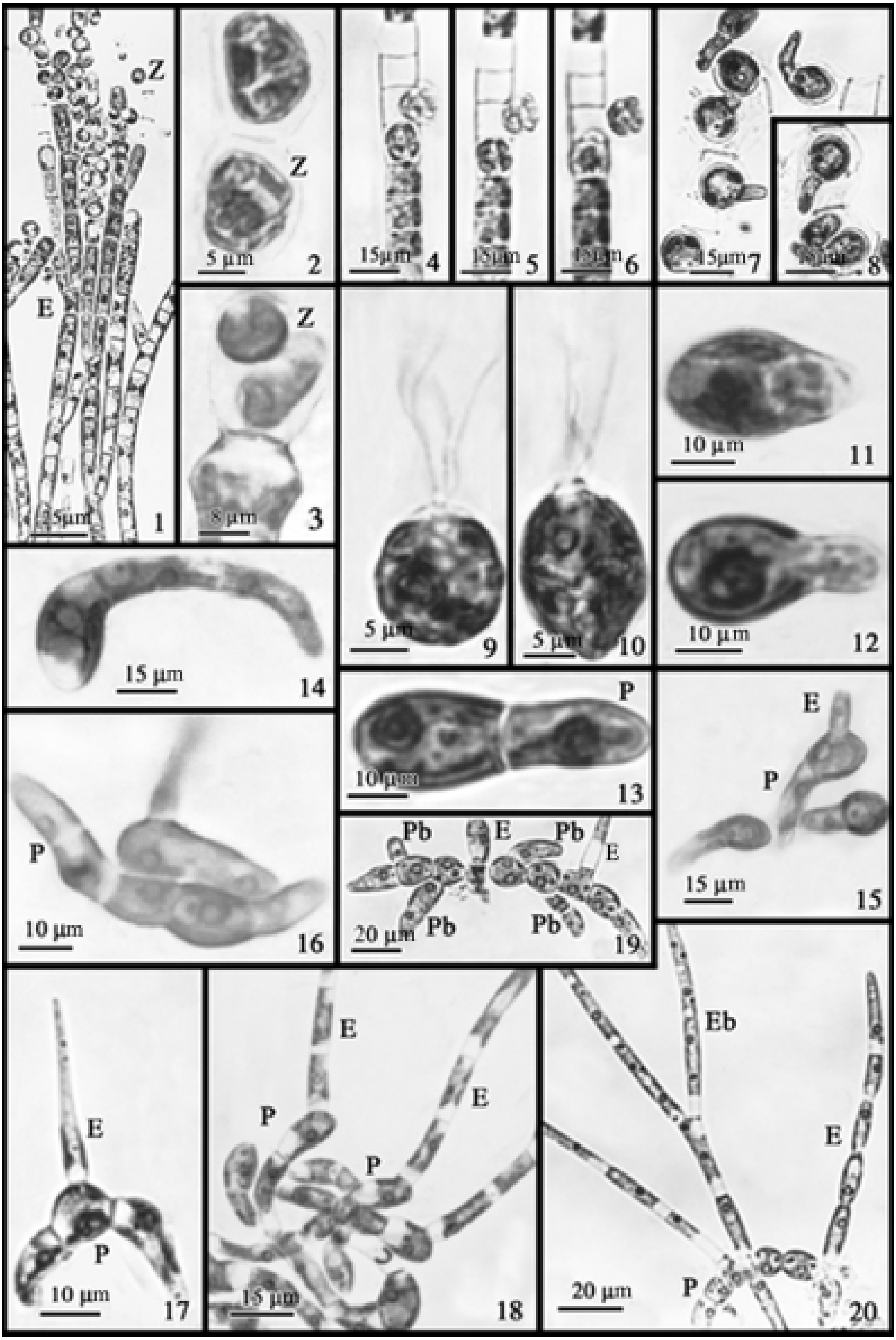
通过培养研究, 观察孢子萌发类型和匍匐系统的形态发育, 根据Cox和Bold(1966, 1977)的分类方法, 确定本文1–3号标本分别为夏毛枝藻、偏生毛枝藻和丰满毛枝藻。

2.1　夏毛枝藻

2.1.1　游动孢子的产生、释放和萌发　把洗净的藻类丝状体放入新鲜的培养液中, 翌日黎明, 丝状体上部的细胞产生大量的游动孢子(图1: Z), 一般情况下每个母细胞内产生1个(图2: Z)或2个(图3: Z)游动孢子, 少数情况可产生多个。母细胞的侧壁破裂, 游动孢子游出(图4–6); 当条件不良时, 母细胞内产生1–2个厚壁孢子, 可在母细胞内萌发(图7, 8)。游动孢子圆球形, 直径为10–12.5 μm(图9), 或椭圆形,大小约为10×15 μm(图10), 顶端具4条等长鞭毛, 游动孢子游动约0.5 h后, 速度减慢, 固着载玻片或培养皿的底部, 也有的浮在培养液表面, 鞭毛消失, 细胞伸长, 开始萌发(图11)。萌发类型基本为匍匐式(prostrate germination of zoospores)(Simons et al., 1986), 即向匍匐方向萌发。

2.1.2　匍匐系统的发育　游动孢子在匍匐方向的一侧产生的突起伸长(图12), 伸长后产生横壁, 顶端的细胞为匍匐丝状体主枝的第一个细胞(图13: P), 进行分裂而伸长(图14)。而后, 游动孢子向上产生直立细胞(图15: E), 游动孢子也可在匍匐方向的另一侧产生突起, 匍匐丝状体延长(图16: P)。在萌发后3天, 载玻片上的匍匐丝状体细胞分裂速度超过直立细胞的分裂(图17), 几天后, 在培养液表面萌发的匍匐丝状体和直立细胞的生长几乎同步(图18)。1周后匍匐丝状体的主枝向其两侧先后产生4条分枝(图19: Pb), 与主枝成锐角, 直立细胞(图19: E)与匍匐丝状体主枝成直角, 两者极易辨认。10天后, 直立细胞分裂成为丝状体, 继续生长出现分枝(图20: Eb)。图20可见直立丝状体的细胞圆柱形, 而匍匐丝状体的细胞圆球形至短圆柱形。2周后, 匍匐丝状体的主枝和分枝都可继续分裂成为一片组织即为匍匐系统, 它们的细胞仍为圆球形至短圆柱形, 内具叶绿体, 又可向上产生直立丝状体(图22), 成熟的匍匐系统是由多次分枝的丝状体组成, 分泌胶质, 紧密相连, 没有假根, 培养时间延长, 其形态特征仍很稳定(图23)。

2.1.3　直立系统的发育　游动孢子萌发3天后, 由原来游动孢子细胞向上产生的直立细胞(图17: E)进行分裂, 成为细长的丝状体, 顶端细尖成为无色的毛状(图21: H), 继续生长出现分枝。培养2周后, 再由匍匐丝状体上的若干细胞向上产生直立丝状体, 丝状体又产生分枝(图22, 23), 分枝常向一侧生(图22–24)或互生, 没有对生, 分枝顶端常成为无色的毛状(图23: H)。分枝由主枝细胞斜向对角线分裂形成(图25: Eb), 它们的细胞都是长圆柱形, 在横壁处的纵壁稍收缢, 宽7–9 μm, 长度为17–30 μm, 长度为宽度的3–4倍(图26), 叶绿体片状周生(图26: C), 具1个蛋白核(图26: Py)。继续培养, 细胞间横壁收缢明显, 细胞成为桶状(图27)。直立丝状体成熟, 产生游动孢子(图28), 它们也可能在母细胞内萌发(图29, 经染色)。1月后, 直立丝状体的分枝繁多, 成为形状极不规则的直立系统, 小枝短, 顶端钝(图30), 与原来自然界采来的丝状体藻体迥然不同(图31), 这可能是因为培养后环境的变化导致了直立系统出现形态上的多态性。


Z
E
25μm
1
Z
5 μm
2
Z
8 μm
3
15μm
4
15μm
5
15μm
6
15μm
7
15μm
8
5 μm
9
5 μm
10
10 μm
11
10 μm
12
P
10 μm
13
15 μm
14
E
P
15 μm
15
P
10 μm
16
E
P
10 μm
17
E
P
E
P
15 μm
18
Pb
E
Pb
E
20 μm
Pb
Pb
19
Eb
E
P
20 μm
20

2.2　偏生毛枝藻

2.2.1　游动孢子的产生、释放和萌发　用上述方法同样处理, 观察到游动孢子自产生至萌发的过程。游动孢子也大量产生于丝状体上部的细胞(图32: Z), 每细胞内常产生2个游动孢子, 它们在母细胞内已形成鞭毛, 缓慢地活动(图33: Z, 34: Z), 然后由细胞侧壁破裂处游出, 此时游动孢子椭圆形, 大小13.5–17.5×17–19 μm(图35)。如将丝状体经低温处理, 再置于室温下, 因环境突然变化, 丝状体的每个细胞都产生游动孢子。游动孢子游出后呈圆球形, 直径为14–16.5 μm(图36), 顶端具4条等长鞭毛, 长度为体长的一倍半, 深绿色, 叶绿体片状(图36C), 内含1个蛋白核(图36: Py)。游动孢子游动约2 h后, 顶端朝下陀螺状缓慢转动, 据我们观察, 鞭毛碎裂为数段而脱落, 游动孢子固着于基质, 细胞伸长, 开始萌发(图37), 萌发类型大致为匍匐式(Simons et al., 1986), 即仍向匍匐方向萌发。

2.2.2　匍匐系统的发育　游动孢子首先在匍匐方向的一侧产生突起(图38), 接着向上产生直立细胞(图38: E), 直立细胞迅速分裂为细长的直立丝状体(图39, 40), 直至直立丝状体长至6个细胞时, 位于游动孢子一侧的突起才伸长, 分裂为短的匍匐丝状体(图41), 也就是说直立细胞生长的速度远超过匍匐细胞(图42)。只有在培养液表面萌发的孢子匍匐细胞生长快(图43), 或与直立细胞生长的速度同步(图44)。在载玻片上萌发的孢子4–5天后直立丝状体达10余个细胞, 匍匐丝状体只有4个细胞, 有短分枝(图45: P)。1周后, 匍匐丝状体产生2分枝, 成为假二叉分枝, 形成了假根(图46: Pr), 匍匐丝状体可向上继续产生直立丝状体(图47: E)。有的游动孢子可分别向下产生2条匍匐丝状体(图48: P), 向上产生2条直立丝状体(图48: E)。直立丝状体的基部也可产生假根, 应该叫它不定假根, 向下生长, 也起固着作用(图49: Er)。成熟的匍匐系统是由多次假二叉分枝的假根组成, 假根的细胞伸长为长圆柱形, 叶绿体退化, 颜色变浅, 逐渐变为无色, 匍匐固着于基质(图50: Pr)。

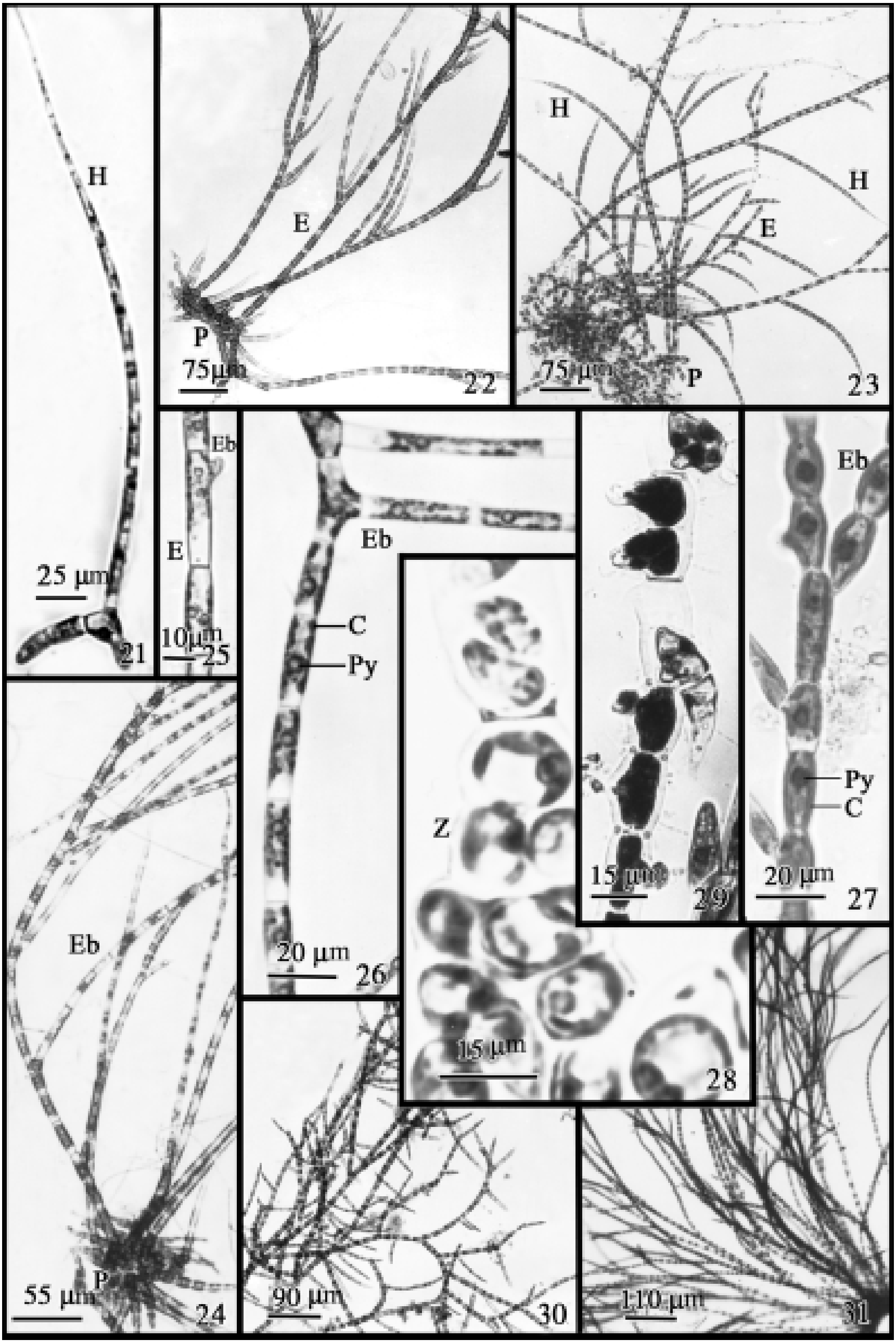
←

图**1–20**　夏毛枝藻孢子产生、萌发及藻体发育过程　**1.** 直立丝状体上部产生游动孢子。**2.** 每个细胞产生1个游动孢子。**3.** 每个细胞产生2个游动孢子。**4–6.** 游动孢子从母细胞侧壁破裂处游出。**7, 8.** 细胞内产生的厚壁孢子在壁内萌发。**9, 10.** 游动孢子4条鞭毛: 图9圆球形, 图10椭圆形。**11.** 游动孢子鞭毛脱落, 开始萌发。**12.** 游动孢子在匍匐方向的一侧产生突起。**13.** 突起伸长, 产生横隔。**14.** 突起长成匍匐丝状体。**15.** 游动孢子向上产生直立细胞。**16.** 游动孢子向匍匐方向的两侧各产生1个突起并伸长。**17.** 3天后, 在载玻片上, 匍匐丝状体4个细胞, 直立细胞1个, 顶端渐尖。 **18.** 在培养液表面萌发的孢子, 匍匐丝状体和直立丝状体同步生长。**19.** 1周后, 匍匐丝状体的主枝产生4条分枝和2条直立丝状体。**20.** 10天后, 直立丝状体产生分枝。

缩写: C, 叶绿体; E, 直立丝状体; Eb, 直立丝状体分枝; Er, 直立丝状体假根; G, 胶质鞘; H, 毛; P, 匍匐丝状体; Pb, 匍匐丝状体分枝; Pr. 匍匐丝状体假根; Ps, 匍匐系统; Py, 蛋白核; Z, 游动孢子。

Figs. 1–20. *Stigeoclonium aestivale*: zoospore producing, germinating and thallus developing stage. **1.** Zoospores produced in cells of the upright erect filaments. **2.** Showing one zoospore per mother cell. **3.** Showing two zoospores per mother cell. **4–6.** Zoospores swimming out through a pore of the lateral cell wall of the mother cell. **7, 8.** Akinetes produced in cells and germinated *in situ*. **9, 10.** Quadriflagellate zoospore. **9.** Globular. **10.** Elliptical. **11.** Flagella of the zoospore have been lost, and the zoospore has germinated. **12.** Zoospore producing a process at one of lateral side in prostrate position. **13.** Process elongating, a septum is produced at this stage. **14.** Prostrate filament formed by process. **15.** An erect cell produced upwards from zoospore. **16.** Zoospore producing a process at both lateral side in prostrate position respectively. **17.** Specimen three days old, on the slide an erect cell elongating and becoming acuminate, prostrate filament four cell long. **18.** On the surface of the culture medium both of the erect and prostrate filaments are synchronous growth. **19.** Specimen one week old, four braches produced from the main axis of the prostrate filament, from which two erect cells develop. **20.** Specimen 10 days old, the erect filament are branched.

Abbreviations: C, chloroplast; E, erect filament; Eb, branch of erect filament; Er, rhizoid of erect filament; G, gelatinous sheath; H, hair; P, prostrate filament; Pb, branch of prostrate filament; Pr, rhizoid of prostrate filament; Ps, prostrate system; Py, pyrenoid; Z, zoospore.


H
25 µm
21
E
P
75µm
22
H
H
E
75 µm
P
23
Eb
E
10µm
25
Eb
C
Py
20 µm
26
Z
15 µm
28
15 µm
29
Eb
Py
C
20 µm
27
Eb
P
55 µm
24
90 µm
30
110 µm
31

2.2.3　直立系统的发育　游动孢子萌发时，虽在其一侧产生将发育为匍匐丝状体的突起，但生长缓慢，而向上生长的直立细胞生长迅速。萌发4–5天后，直立细胞分裂，成为细长的直立丝状体，顶端钝尖(图45：E)。2周后产生稀疏的分枝，分枝是由近横壁处的细胞向外突起而形成(图49，52)。3周后分枝逐渐增多，向一侧生(图51)或互生，匍匐丝状体还再产生直立丝状体，顶端细长，变为无色毛状(图51: H)。幼时丝状体细胞圆柱形，横壁收缢，细胞宽10–14 μm，长18–36 μm，长度为宽度的2–3倍，细胞壁外的胶质层厚(图52: G)，叶绿体片状周生，具多个蛋白核(图52: Py)，成熟后，具1个蛋白核(图53: Py)。培养1个月后，直立丝状体成熟，各个细胞都可产生游动孢子(图54)。成熟的直立系统为多次分枝的丝状体，大多为互生，最后一次分枝常为假二叉分枝(图55)，此时，直立系统基部产生的假根(图56: Er)与匍匐系统的假根(图56: Pr)合为束状，共同固着于基质。假根发育极为明显是该种的主要特征。

2.3　丰满毛枝藻

2.3.1　游动孢子的产生、释放和萌发　用上述同样的方法观察到大量的游动孢子由直立丝状体上部的细胞产生，见到每一母细胞内产生1个游动孢子，在细胞侧壁裂口处游出(图57)，游动孢子圆球形，直径10–12.5 μm，顶端具4条等长鞭毛，长14–19 μm(图58)，游动孢子游动0.5 h后，固着基质，鞭毛消失，开始萌发(图59)，萌发类型为严格的匍匐式(Simons et al., 1986)，即严格地向匍匐方向萌发。

2.3.2　匍匐系统的发育　游动孢子在匍匐方向的一侧(图60, 61: a)或两侧(图61: b)产生的突起伸长，也可在一侧先后产生两个突起(图62)。突起伸长进行分裂，成为匍匐丝状体的主枝，在其一侧产生分枝(图63: Pb)，分枝伸长，另一侧又可产生分枝(图64: Pb)，此时，游动孢子向上产生直立细胞(图64: E)，匍匐丝状体都匍匐于基质，初级分枝伸长，又产生次级分枝，向四周展开(图65: Pb)，这些匍匐丝状体都是由1个游动孢子发育而来的(图66: Z)。匍匐丝状体的主枝和分枝进行多次分枝，成为放射状，2周后，各级分枝生长茂盛，匍匐系统面积扩大，在其边缘可见到末级分枝呈羽毛状(图67)。3周后，以原来的游动孢

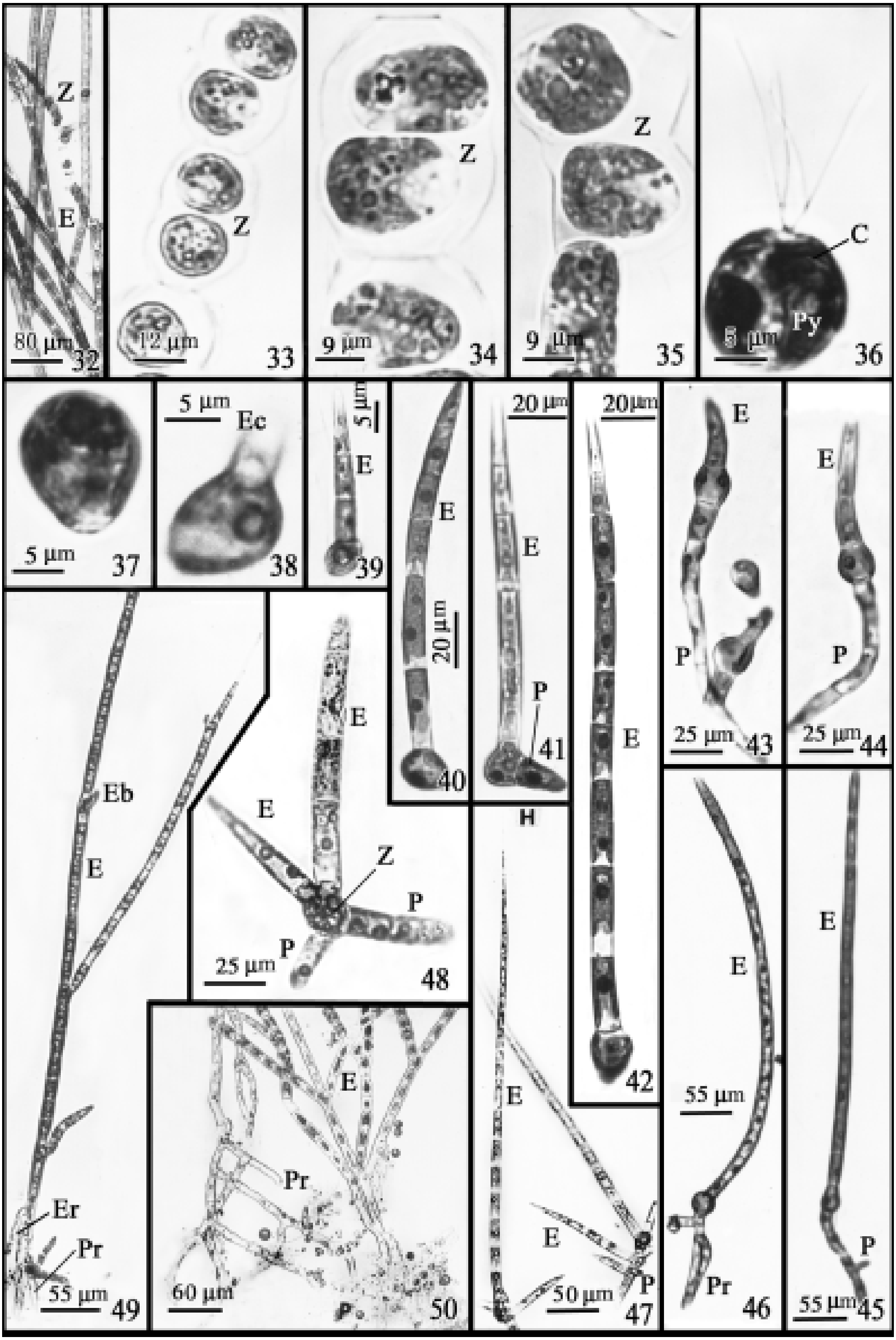
←

图**21–31**　夏毛枝藻藻体发育过程　**21.** 5天后，直立细胞分裂为丝状体分枝，顶端渐尖为毛状。**22.** 2周后，直立丝状体进行多次分枝，匍匐丝状体有限生长产生分枝，匍匐丝状体细胞圆球形，也可向上产生直立细胞。**23.** 直立丝状体大量发育，匍匐丝状体细胞之间充满胶质，成为匍匐系统。**24.** 直立丝状体的分枝大多为一侧生。**25.** 直立丝状体的细胞斜向对角线分裂，产生分枝。**26.** 直立丝状体细胞长圆柱形，横壁稍收缢，叶绿体周生，内具蛋白核1个。**27.** 成长后直立丝状体细胞横壁收缢明显，细胞桶状。**28.** 丝状体成熟，产生游动孢子。**29.** 游动孢子在母细胞内萌发(经染色)。**30.** 培养1月后，直立丝状体分枝不规则，小枝短，顶端钝。**31.** 原来从野外采集来的直立丝状体与图30培养后的丝状体迥然不同。

图中缩写见图1–20的说明。

Figs. 21–31.　*Stigeoclonium aestivale*: thallus developing stage.　**21.** Specimen five days old, the erect cell divided into an acuminate filament hair at the tip. **22.** Specimen two weeks old, erect filament branched repeatedly, prostrate filament branched by restricted growth, cell globular and still producing erect filaments. **23.** Erect system extensively developed, the mucilaginous matrix filled inter cellular of the prostrate filaments into prostrate system. **24.** Branches of erect filament are often unilateral. **25.** Branch formation is often followed a diagonal division of cell. **26.** Cell of the erect filament is long cylindrical with little constriction at the partition wall, containing a parietal chloroplast with a pyrenoid. **27.** Cells of mature erect filament are barrel-shaped with deep constriction. **28.** Erect filaments mature, zoospores produced. **29.** Zoospores germinated in mother cells (shown by dyeing). **30.** In one month old culture, the erect filament branched irregularly, branchlets short and blunt at the tip. **31.** Original erect system collected from nature which differs to the cultured erect system shown in Fig. 30.

Abbreviations are the same as in Figs. 1–20.


Z
E
80 μm
32
Z
12 μm
33
Z
9 μm
34
Z
9 μm
35
C
Py
5 μm
36
5 μm
37
5 μm
Ec
38
5 μm
E
39
E
20 μm
40
20 μm
E
P
41
20μm
E
42
E
P
25 μm
43
E
P
25 μm
44
E
P
55 μm
45
E
55 μm
Pr
46
H
E
E
P
50 μm
47
E
E
Z
P
P
25 μm
48
Eb
E
Er
Pr
55 μm
49
E
Pr
60 μm
50

子为中心, 各分枝向外呈放射状生长, 最后一级分枝长度相近, 形成圆盘状的匍匐系统(图68), 多条直立丝状体向上伸出(图68: 黑色条状)。取部分丝状体放大观察, 可分别见到直立丝状体(图69: E)和匍匐丝状体(图69: P), 两种丝状体的细胞形状、大小明显不同, 匍匐丝状体的细胞短圆柱形, 比直立丝状体的细胞短, 横壁收缢, 宽7–10 μm, 长7–10 μm, 叶绿体周生片状, 蛋白核1个(图69: Py), 各条匍匐丝状体的各层细胞高度一致, 细胞内的蛋白核在圆盘中似呈同心圆排列(图69: Py)。4周后, 匍匐丝状体的分枝增多而密集成为圆盘状假薄壁组织的匍匐系统(图70: Ps), 并向上产生直立丝状体(图70: E)。到6周, 匍匐系统成熟(图71), 即使延长培养时间, 其形态结构也不再发生变化。

2.3.3　直立系统的发育　丰满毛枝藻的直立系统的发育与前两种毛枝藻不同, 它们的直立细胞出现得晚, 在匍匐丝状体生长1周后才开始出现, 10天后可见到第一条丝状体(图72: E), 2–3周后匍匐丝状体细胞陆续向上产生多条直立丝状体(图73, 74), 丝状体顶端尖细成为毛状(图73: H, 74: H), 直立丝状体幼时不分枝(图75: E)或分枝(图75: Eb), 细胞圆柱形, 横壁稍收缢。成长后, 分枝稀少, 一侧生或互生(图76), 细胞长圆柱形, 横壁几不收缢, 分枝是由近横壁处的细胞向外突起而形成(图77: Eb), 细胞宽8–10 μm, 长9–32 μm, 长度为宽度的2–4倍(图77), 色素体周生片状(图77: C), 蛋白核1个(图77: Py)。直立丝状体的分枝稀少, 远不如匍匐系统发达。将成熟的直立丝状体置于新鲜的培养液中, 其上部细胞即可产生游动孢子。

←

图**32–50**　偏生毛枝藻孢子产生、萌发及藻体发育过程　**32.** 直立丝状体上部产生游动孢子。**33, 34.** 每个细胞产生2个游动孢子。**35.** 游动孢子从母细胞侧壁破裂处游出。**36.** 游动孢子圆球形, 4条鞭毛, 具片状叶绿体, 内含1个蛋白核。**37.** 游动孢子萌发。**38.** 游动孢子一侧产生突起, 并向上产生直立细胞。**39, 40.** 直立细胞分裂为丝状体。**41.** 直立细胞丝状体为6个细胞时, 游动孢子一侧的突起伸长, 分裂为短的匍匐丝状体。**42.** 直立丝状体的生长超过匍匐丝状体。**43, 44.** 在培养液表面萌发的游动孢子。**43.** 匍匐丝状体生长快。**44.** 直立丝状体与匍匐丝状体同步生长。**45.** 4–5天后, 在载玻片上, 直立丝状体长达10余个细胞, 匍匐丝状体只有4个细胞。**46.** 1周后, 匍匐丝状体产生分枝, 形成假根。**47.** 匍匐丝状体可向上产生直立丝状体。**48.** 游动孢子向下产生2条匍匐丝状体, 向上产生2条直立丝状体。**49.** 直立丝状体基部产生假根, 直立丝状体的分枝由近横壁处, 细胞向外突起而形成。**50.** 假根多次分裂, 成为假二叉分枝, 细胞长圆柱形, 叶绿体退化变为无色。
图中缩写见图1–20的说明。

Figs. 32–50. *Stigeoclonium subsecundum*: zoospore producing, germinating and thallus developing stage. **32.** Zoospores produced in cells of the upright erect filaments. **33, 34.** Showing two zoospores per mother cell. **35.** Zoospores swimming out through a pore of lateral cell wall of the mother cell. **36.** Zoospore globular and quadriflagellate, containing a chloroplast parietal with a pyrenoid. **37.** A germinated zoospore. **38.** A zoospore producing a process at a lateral side in prostrate position and producing up an erect cell. **39, 40.** An erect cell dividing forming an erect filament. **41.** Erect six celled filament, the process elongating from a lateral side of zoospore and dividing into a short prostrate filament. **42.** The growth of the erect filament is more rapid than that of the prostrate filament. **43, 44.** Specimen on the surface of culture medium. **43.** Prostrate filaments grow faster than the erect filament. **44.** Prostrate filaments and erect filaments are synchronous growth. **45.** Specimen after four to five days on the slide, showing an old erect filament more than 10 cells long, prostrate filament four cells long. **46.** A one-week-old, prostrate filament branched as rhizoids. **47.** Prostrate filaments still producing up erect cell. **48.** A zoospore producing two erect filaments and two prostrate filaments. **49.** The base of erect filament producing rhizoids, branches formed by enation near the septa of the erect filaments. **50.** Rhizoids branched repeatedly and appeared to be dichotomous; cells of cylindrical rhizoids turned colorless as chloroplast degenerated.
Abbreviations are the same as in Figs. 1–20.

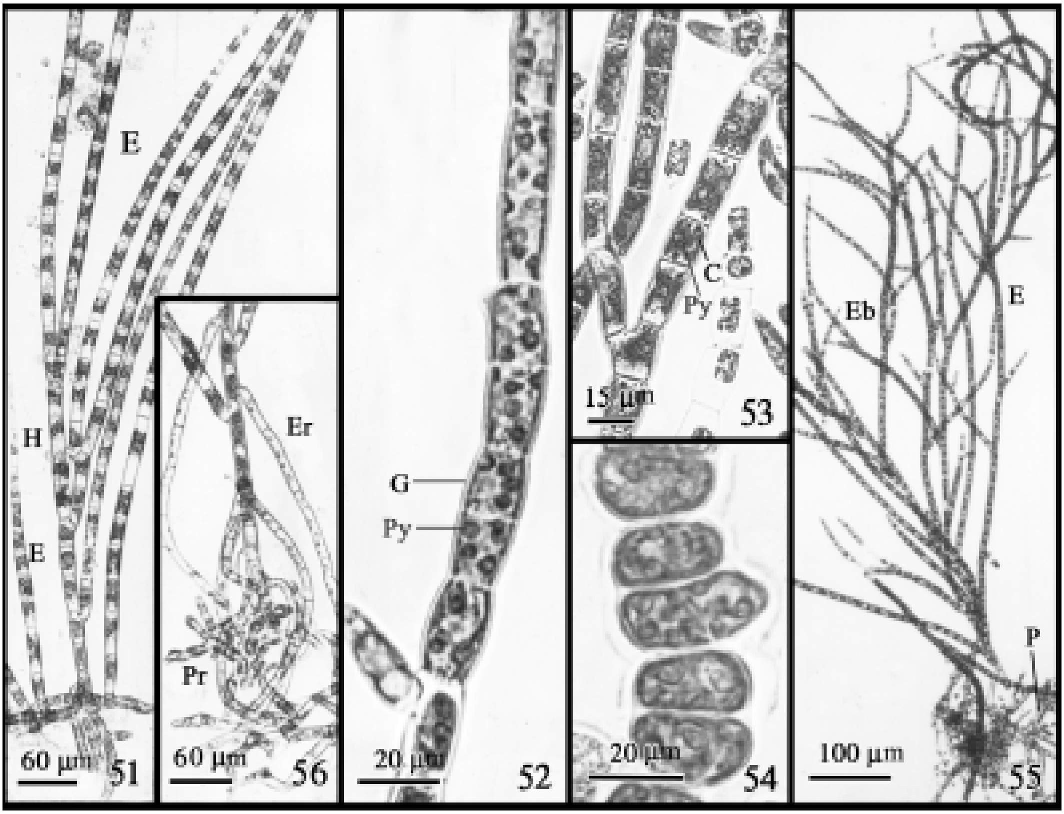


图**51–56** 偏生毛枝藻藻体发育过程 **51.** 直立丝状体分枝大多向一侧生，匍匐丝状体继续产生直立丝状体，顶端细尖为无色毛状。**52.** 1周后，直立丝状体细胞圆柱形，胶质鞘厚，叶绿体含蛋白核多个，近横壁处细胞向外突起而形成分枝。**53.** 2周后，直立丝状体细胞长圆桶形，细胞内叶绿体具蛋白核1个。**54.** 1月后，直立丝状体成熟，产生游动孢子。**55.** 成熟直立丝状体的分枝大多互生，小枝为假二叉分枝。**56.** 直立系统的基部产生假根，与匍匐系统的假根合为束状。

图中缩写见图1–20的说明。

Figs. 51–56. *Stigeoclonium subsecundum*: thallus developing stage. **51.** Branches of erect filament were often unilateral, prostrate filaments continuously producing erect filaments acuminated into colorless hairs at tips. **52.** Cells of one-week-old erect cylindrical filament surrounded by a thick gelatinous sheath, containing a chloroplast with several pyrenoids, branch formed by enation near the septum of the cell. **53.** Cells of two-week-old filament containing chloroplasts with a pyrenoid. **54.** Mature one-month-old erect filaments, zoospores produced in the cells. **55.** Mature erect filaments branched unilateral, branchlets appeared to be dichotomous. **56.** Erect system producing rhizoids with the rhizoids from prostrate system constituting a rhizoid bundle.

Abbreviations are the same as in Figs. 1–20.

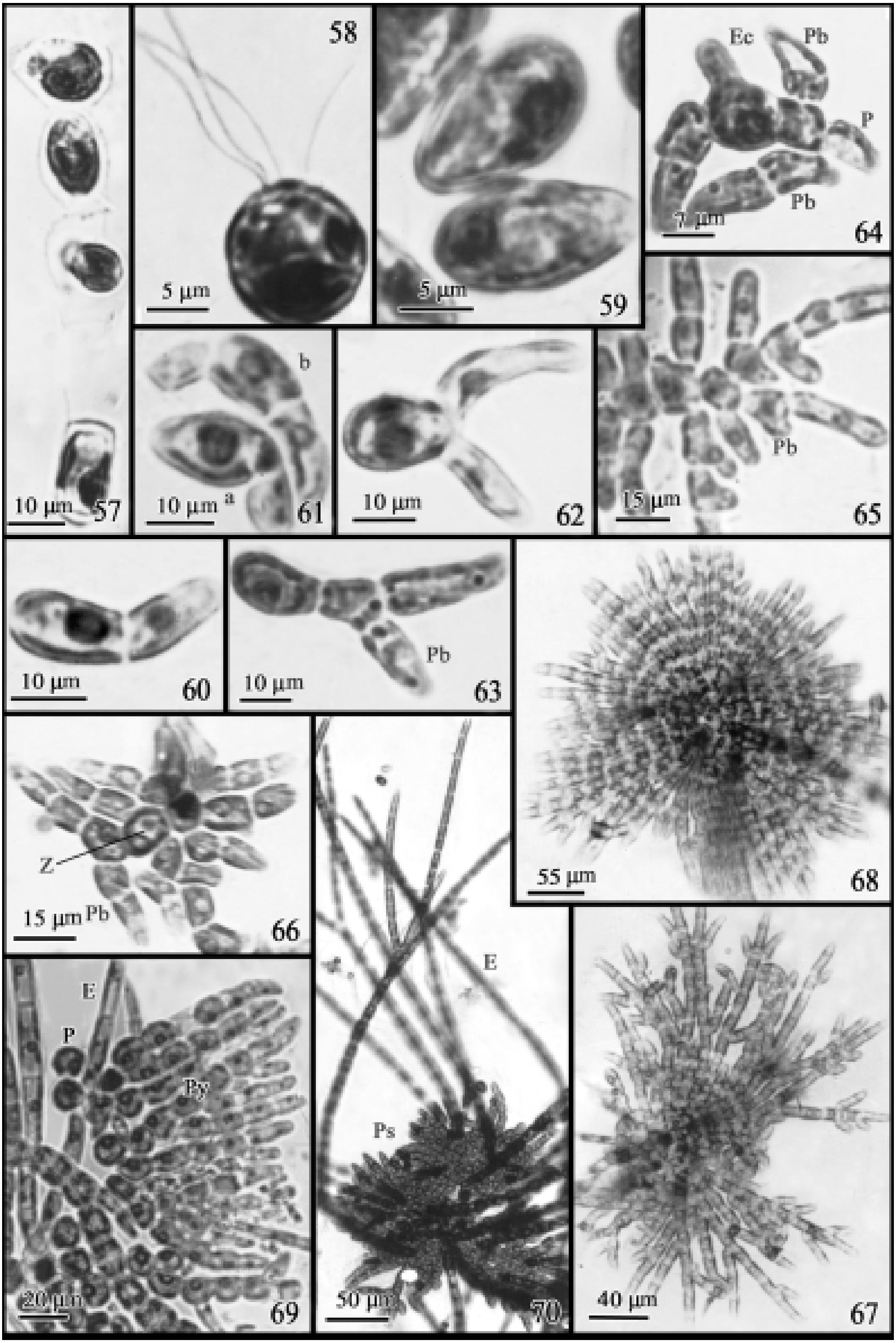
3 讨论

由于毛枝藻属直立部分的形态高度变化，以它作为分类的依据是不确切的，Cox和Bold(1966, 1977)首次采用其匍匐系统的发育和形态特征作为种的鉴定标准。他们参考前人的工作，采集了北美的野外标本进行室内培养，获得大量毛枝藻属各种的匍匐系统，并把它们归纳为3组：淡黄毛枝藻组、夏毛枝藻组和丰满毛枝藻组。第1组只有1种即淡黄毛枝藻，第3组也只有1种即丰满毛枝藻，这两种毛枝藻各自的特点与其他种的区别都很明显，也为众所公认。第2组内包含5种，其中有夏毛枝藻和偏生毛枝藻，但是Francke和Simons (1984)认为这2种应视为1种，从本文的培养研究来看，这两种毛枝藻应该是独立的两个种。

Cox和Bold(1966, 1977)认为夏毛枝藻的匍匐系统有时产生假根，但不经常产生假根。在我们的培养中，夏毛枝藻的匍匐系统由圆球形或短圆柱形的细胞组成，叶绿体不退化，绿色，成熟时成为多次有限生长的分枝丝状体，不产生假根(图22–24)。我们的材料与Cox和Bold(1966, 1977)的描述和图十分吻合，但必须强调的是它们没有假根。至于偏生毛枝藻，Cox和Bold(1966, 1977)认为它的匍匐系统基部产生众多假根，成为假根团。我们观察到在偏生毛枝藻孢子萌发的第5天，游动孢子的一侧产生的匍匐丝状体细胞圆柱形，有分枝(图45: P)，一周后，匍匐丝状体产生2条分枝，成为假二叉分枝的假根(图46: Pr)，假根随生长逐渐增多。假根由长圆柱形细胞组成，成熟时叶绿体退化，颜色变浅，逐渐变为无色(图50)，此特点十分突出，与夏毛枝藻匍匐系统的形态是不同的。我们还看到它们与直立系统基部产生的假根合为束状，共同固着于基质(图56)。在我们的培养中，偏生毛枝藻匍匐系统形成假根的过程及其特点比Cox和Bold的描述更为明显，故夏毛枝藻和偏生毛枝藻这两个种自孢子萌发至匍匐系统成熟过程中的特点是迥然不同的，我们同意Cox和Bold的分类标准，应将它们分为2个种。

然而Francke和Simons(1984)的意见是假根的发生决定于培养的时间和条件，它们似乎与匍匐系统发育的早晚有关，在他们培养的材料中，3周后，获得Cox和Bold认为的夏毛枝藻匍匐系统，这时候是没有假根的。延长培养，4–5周后产生假根，就出现了Cox和Bold认为的偏生毛枝藻的匍匐系统，也就是说，这两个种是一个种的两个发育阶段，就选用了夏毛枝藻的名字。我们培养的偏生毛枝藻不是4–5周后才出现假根，是早在孢子萌发后的第5天就产生假根，随着生长，假根发育为束状(图56)，它们自始至终具有假根是这个种的特点。而我们培养的夏毛枝藻不出现假根，它们的匍匐系统是分枝的丝状体，细胞绿色，圆球形或短圆柱形与假根无色、细胞长圆柱形不同，即使培养时间延长，也不产生假根，所以这两种有根本性的区别，不是一个种的两个发育阶段，应视为两个独立的种。

郭季芳(1958)研究了美国产偏生毛枝藻的生活史，所报道的偏生毛枝藻与前人和本文观察到的特点有所差异，文中叙述偏生毛枝藻的大游动孢子萌发为丝状体时，游动孢子是直立萌发，分裂为两个细胞，下部为基细胞，文中图示的基细胞如丝藻属*Ulothrix* Kützing的固着器；Simons等(1986)认为此类孢子萌发类型为直立萌发，为淡黄毛枝藻组的淡黄毛枝藻所特有，在我们的培养中，偏生毛枝藻的游动孢子萌发为丝状体的过程中，


58
5 μm
59
5 μm
Ec
Pb
P
Pb
7 μm
64
10 μm
57
b
10 μm
a
61
10 μm
62
Pb
15 μm
65
10 μm
60
Pb
10 μm
63
55 μm
68
Z
15 μm
Pb
66
E
Ps
50 μm
70
E
P
Py
20 μm
69
40 μm
67

也未见到此现象。另外，郭季芳文中的模式图所示，成熟时期的匍匐系统中未见其假根，从这些情况来看，此非偏生毛枝藻的特点。Islam(1963)认为该文中偏生毛枝藻的生活史与Juller(1937)报道的*Stigeoclonium subspinosum* (Kütz.) Kütz.生活史相似，我们比较了这两个种的描述和图也有同样的看法。但是Islam(1963)又认为*S. subspinosum*是个叫人怀疑的种，它与多形毛枝藻*S. variabilis* Naeg.接近，他建议*S. subspinosum*是多形毛枝藻的同物异名，如果是多形毛枝藻，那么此种又被Simons等(1986)归为丰满毛枝藻，因为它们都具有假薄壁组织的盘状匍匐系统，丰满毛枝藻的盘状表现为封闭型，而多形毛枝藻的盘状为开放型，它们之间还存在中间类型，他们的意见是凡具有盘状匍匐系统的都被称为丰满毛枝藻。因此，郭季芳(1958)所培养的毛枝藻的种名有待讨论。

总之，因标本中匍匐系统不全，毛枝藻属的分类工作不能单靠采自野外的标本，应该通过培养，获得匍匐系统发育的全貌，辨认其归属何种。我国藻类资源丰富，毛枝藻种类繁多，建议将我国产的毛枝藻都做培养研究，了解它们的匍匐系统，以确定它们的种名。另外，由于毛枝藻的直立丝状体对环境因素的影响敏感，极易产生形态变化，这样，正如Gibson和Whitton(1987b)所说，毛枝藻可用来作为环境监测的指示藻类。

致谢　中国科学院水生生物研究所研究员魏印心对本文提出宝贵意见；美国University of Michigan的Eugene Stoermer博士审阅并修改本文外文部分的内容；英国爱丁堡Napier University的John Kinross博士提供本文有关的文献，作者谨此一并致以衷心感谢。

←
图**57–70**　丰满毛枝藻孢子产生、萌发及藻体发育过程　**57.** 母细胞内产生1个游动孢子。**58.** 游动孢子圆球形，4条鞭毛。**59.** 游动孢子萌发，产生突起。**60.** 游动孢子在匍匐方向一侧产生的突起伸长。**61.** 游动孢子：a. 一侧，b. 两侧产生突起并伸长。**62.** 游动孢子一侧产生2个突起生长。**63.** 突起生长为匍匐丝状体的主枝，并产生分枝。**64.** 游动孢子的两侧产生的突起伸长而分裂成为匍匐丝状体的主枝，并产生分枝，向上产生直立细胞。**65.** 匍匐丝状体的初级分枝又产生次级分枝。**66.** 1周后，由一个孢子分裂形成的匍匐丝状体。**67.** 2周后，匍匐丝状体的分枝向四周扩大，小枝羽毛状。**68.** 3周后，匍匐丝状体的分枝向外呈放射状生长，成为圆盘状的匍匐系统。**69.** 部分丝状体放大，见到直立丝状体和匍匐丝状体的细胞形状和大小各不相同，匍匐丝状体的各层细胞内的蛋白核在圆盘中似呈同心圆排列。**70.** 4周后，匍匐系统向上产生多条直立丝状体。
图中缩写见图1–20的说明。

Figs. 57–70.　*Stigeoclonium farctum*: zoospore producing, germinating and thallus developing stage.　**57.** Specimen with one zoospore per mother cell. **58.** Zoospores are globular and quadriflagellate. **59.** Zoospores germinating and producing a process. **60.** A process elongating from a lateral side of a zoospore in prostrate position. **61.** A zoospore producing: a, one process from a lateral side; b, two processes from both lateral side respectively and elongating. **62.** A zoospore producing two processes from one lateral side. **63.** A process elongating into a main axis of the prostrate filament and branching. **64.** Two processes produced from both lateral side of a zoospore elongating, dividing and branching, and an erect cell produced by the zoospore. **65.** The main axis of a prostrate filament branching repeatedly. **66.** One- week- old, the prostrate filaments from a zoospore. **67.** Two-week-old, branches of prostrate filaments branching repeatedly and spreading around, branchlets pinnately. **68.** Three-week-old branches of prostrate filaments growing radially into the disc-like prostrate system. **69.** Magnification of a part of filaments showing shape and size of cell of erect filaments and prostrate filaments which much different from each other. Pyrenoids of adjacent cells of prostrate filaments in disc formed at the same distances, causing regular concentric circles in the disc. **70.** A four-week-old prostrate system forming several erect filaments.
Abbreviations are the same as in Figs. 1–20.

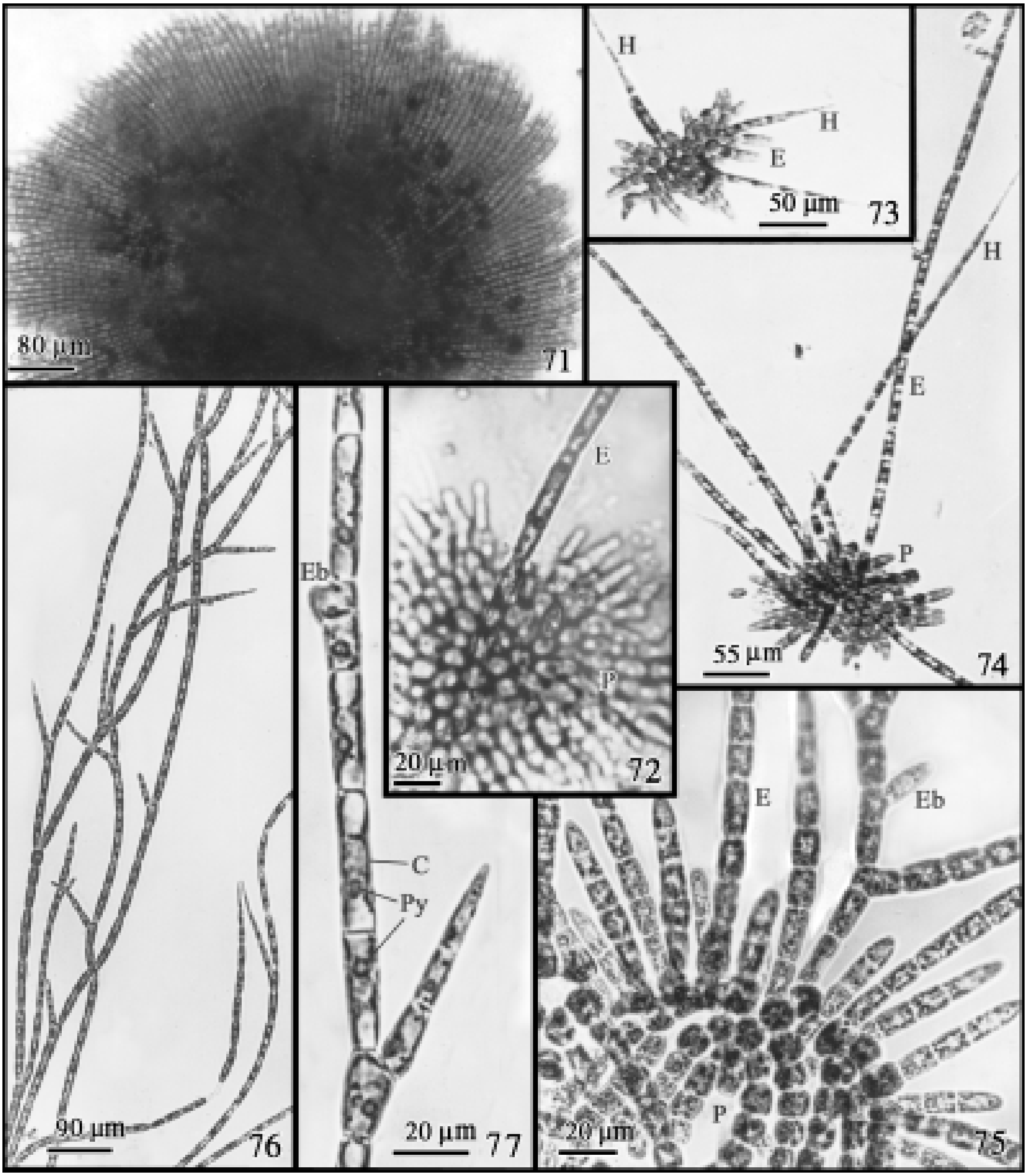


图**71–77** 丰满毛枝藻藻体发育过程 **71.** 6周后，成熟的匍匐系统为典型的圆盘状的假薄壁组织。**72.** 第一条直立丝状体在10天后出现。**73, 74.** 2–3周后，匍匐系统向上陆续产生多条直立丝状体。**75.** 幼时直立丝状体不分枝或分枝，细胞圆柱形，横壁稍收缢。**76, 77.** 成长后的直立丝状体。**76.** 分枝互生稀少。**77.** 细胞长圆柱形，横壁几不收缢,分枝由近横壁处细胞向外突起而形成。

图中缩写见图1–20的说明。

Figs. 71–77. *Stigeoclonium farctum*: thallus developing stage. **71.** A six-week-old mature prostrate system forming typical pseudoparenchymatous disc-like structure. **72.** The first erect filament occurs after 10 days. **73, 74.** A two- to three-week-old prostrate system producing several erect filaments. **75.** Young erect filament unbranched or little branched, cell cylindrical with little constriction at partition walls. **76, 77.** Mature erect filaments. **76.** Branched alternate sparsely. **77.** Cell long cylindrical almost no constriction at partition wall, branch formed by enation near the septum of the cell. Abbreviations are the same as in Figs. 1–20.

参 考 文 献

Kuo C-F (郭季芳). 1958. On the laboratory culture and life history of *Stigeoclonium subsecundum.* Acta Botanica Sinica (植物学报) 7: 87–96.

Li S-H (黎尚豪), Bi L-J (毕列爵). 1998. Flora Algarum Sinicarum Aquae Dulcis. Tomus V. Chlorophyta (中国淡水藻类志, 第五卷, 绿藻门). Beijing: Science Press. 48–59.

Cox E R, Bold H C. 1966. Phycological Studies VII. Taxonomic Investigation of *Stigeoclonium.* Austin,Texas: University of Texas Publication. No. 6612.1–167.

Cox E R, Bold H C. 1977. Phycological Studies VII. Taxonomic Investigation of *Stigeoclonium*. Reprint. Koenigstein: Otto Koeltz Science Publishers.

Francke J A. 1982. Morphological plasticity and ecological range in three *Stigeoclonium* species (Chlorophyceae, Chaetophorales). British Phycological Journal 17: 117–133.

Francke J A, Ten Cate H J. 1980. Ecotypic differentiation in response to nutritional factors in the algae *Stigeoclonium* Kütz. (Chlorophyceae). British Phycological Journal 15: 343–355.

Francke J A, Simons J. 1984. Morphology and systematics of *Stigeoclonium* Kütz. (Chaetophorales). In: Irvine D E G, John D M eds. Systematics of the Green Algae. London: Academic Press. 363–377.

Gibson M T, Whitton B A. 1987a. Influence of phosphorus on morphology and physiology of freshwater *Chaetophora, Draparnaldia* and *Stigeoclonium* (Chaetophorales, Chlorophyta). Phycologia 26: 59–69.

Gibson M T, Whitton B A. 1987b. Hairs, phosophatase activity and environmental chemistry in *Stigeoclonium, Chaetophora* and *Draparnaldia* (Chaetophorales Chlorophyta). British Phycological Journal 22: 11–22.

Islam A K M N. 1963. A revision of the genus *Stigeoclonium*. Nova Hedwigia Heft 10: 1–164.

John D M, Whitton B A, Brook A J. 2002. The Freshwater Algae Flora of the British Isles. Cambridge: Cambridge University Press. 462–465.

Juller E. 1937. Der Generations und Phasenwechsel bei *Stigeoclonium subspinosum.* Arch. f Protistenk 89: 55–93.

Printz H. 1964. Die Chaetophoralen der Binnengewasser. Hydrobiologia 24: 126–184.

Simons J, van Been A P, de Vries P J R. 1986. Morphology of the prostrate thallus of *Stigeoclonium* (Chlorophyceae, Chaetophorales) and its taxonomic implications. Phycologia 25: 210–220.

Whitton B A, Harding J P C. 1978. Influence of nutrient deficiency on hair formation in *Stigeoclonium*. British Phycological Journal 13: 65–68.